演替理论与植被恢复

任海[1,2*]

（1. 中国科学院华南植物园，中国科学院海岛与海岸带植被生态修复工程实验室 广州 510650；2. 中国科学院大学 现代农业科学学院 北京 100049）

摘要：《昆明－蒙特利尔全球生物多样性框架》提出要高质量保护和恢复各 30%的土地，最大化地实现保护生物多样性和缓解气候变化的目标。演替理论和植被恢复可以为实现 30%的保护和恢复目标服务。演替理论是植被生态学中的核心理论，演替是指在一个地点上由一群不同物种组成的生命体的结构或组成随时间而变化的过程。植被恢复是以植物种植、配置为主，恢复或重建植物群落或天然更新恢复植物群落的过程，植被恢复是生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级变化的过程，最终目的是建立健康稳定的植物群落。演替是植被恢复的基础，植被恢复被视为对演替过程的操纵，以达到恢复受损植被生态系统的目标。演替理论可以指导植被恢复，植被恢复也对演替理论的发展有益。演替按裸地性质可分为原生演替和次生演替，有研究建议将恢复过程视为第三演替，这将有助于理解通过人为干预促进植被恢复成功的管理选择，特别是通过强调退化生态系统中的环境和生物遗存的管理选择。此外，还提出了植被恢复理论和演替理论未来可能重点关注的科学和技术问题。

关键词：演替，生态恢复，第三演替，生物多样性，基于自然的解决方案

中图分类号：Q941　　**文献标识码：**A　　文章编号：

Succession theory and vegetation restoration

REN Hai[1,2*]

（1. *CAS Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Costal Zones, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences,* Guangzhou 510650, China; 2. *College of Advanced Agricultural Sciences, University of Chinese Academy of Sciences,* Beijing 100049, China）

Abstract: The Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework proposes to protect 30% and restore 30% of the land with high quality and maximize the goal of conserving biodiversity and mitigating climate change. Succession theory and vegetation restoration can serve the targets of 30% protection and restoration. Succession theory is the core theory in vegetation ecology. Succession refers to the process that the structure or composition of a group of different species in a site change with time. Vegetation restoration is the process of restoring or recovering plant communities, mainly based on plant planting. Vegetation restoration is the process of changing the structure and function of ecosystem from simple to complex, from low level to high level, and the

基金项目：科技部“十四五”重点研发项目（2021YFC3100400）。

第一作者：任海（1970-），博士，研究员，研究方向为生态恢复和珍稀濒危植物保护，（E-mail）renhai@scbg.ac.cn。

***通信作者**

ultimate goal is to establish healthy and stable plant communities. Succession is the foundation of vegetation restoration, vegetation restoration can be seen as the manipulation of the succession process to achieve the goal of restoring damaged vegetation. Succession theory can guide vegetation restoration. Vegetation restoration is also beneficial to the development of succession theory. Succession theory and vegetation restoration differ in scale, theme, and paradigms. Succession often emphasizes disturbances related to nature, while vegetation restoration focuses on disturbances related to humans. The succession can be divided into primary succession and secondary succession according to the nature of bare land. The restoration process can be regarded as the tertiary succession, which will help to understand the management options for promoting the success of vegetation restoration through human intervention, especially by emphasizing the management options which may improve success, especially by addressing environmental and biological legacies. Artificial intervention based on succession theory can accelerate vegetation restoration, avoid early positive promotion of degraded vegetation ecosystems to pre degraded levels in poor habitats, and also avoid resource waste caused by disordered competition and low efficiency among communities. This paper also puts forward the scientific and technical issues on the theory of vegetation restoration and succession in the future.

Key words: succession, ecological restoration, tertiary succession, biodiversity, nature-based solutions

2022 年 12 月《生物多样性公约》第 15 次缔约方大会通过的《昆明－蒙特利尔全球生物多样性框架》提出，在 2050 年之前维持、增强或恢复，大幅度增加生态系统的完整性、连通性和恢复力，以实现 2050 年愿景，即生物多样性受到重视，得到保护、恢复及合理利用，维持生态系统服务，实现一个可持续的健康的地球，所有人都能共享重要惠益。这个框架下的“昆明-蒙特利尔 2030 年全球行动目标”中有多个目标涉及生态恢复。如：目标 2 是确保到 2030 年，至少 30%的陆地、内陆水域、沿海和海洋生态系统退化区域得到有效恢复，以增强生物多样性和生态系统功能和服务、生态完整性和连通性。目标 3 是确保和促使到 2030 年至少 30%的陆地、内陆水域、沿海和海洋区域，特别是对生物多样性和生态系统功能和服务特别重要的区域，通过具有生态代表性、保护区系统和其他有效的基于区域的保护措施至少恢复 30%。目标 4 是种群尺度的恢复，要确保采取紧迫的管理行动，停止人为导致的已知受威胁物种的灭绝，实现物种特别是受威胁物种的恢复和保护。此外，其他目标中还有减少污染，控制外来种入侵，通过基于自然的解决方案和/或基于生态系统的办法恢复，通过一体健康（one health）减少对生物多样性的压力和减少环境退化以降低健康风险，增强本地生物多样性、生态连通性和完整性等内容。

从这个框架的内容可以看出，生物多样性与生态系统息息相关，生物多样性是涵养在植被生态系统中的，而生态系统恢复离不开植被生态系统的恢复（简称植被恢复）。植被恢复一般会考虑：要恢复成什么样？恢复的过程如何？为什么会这样变化？这些科学问题说明，演替理论是理解和指导植被恢复的基础。从实践上看，Vitousek 等（1997）估计全球陆地的 1/4 至 1/3 表面被人类活动改变，形成了大面积的退化生态系统。Bastin 等（2019）指出，全球现有 9 亿 hm^2 土地可用于种植植物，可储存 2.05 亿 t 碳，开展植被恢复可以保护生物多样的同时减缓气候变化。本文主要讨论演替理论与植被恢复的关系，拟回答如下科学问题：（1）演替理论与植被恢复的异同点是什么？（2）第三演替理论与原生演替和次生演替的异同点是什么？综述结果可以为履行联合国《生物多样性》和《气候变化公约》中的生态恢复行动计划及生态恢复实践提供参考。

1 演替理论

演替理论属于群落动态学范畴，是指某一地段上一个群落被另一个群落代替的过程（Knap，1985）。群落的演替类型按裸地性质可分为原生演替和次生演替；按基质性质可分为水生演替和旱生演替；按演替趋向可分为顺行演替和逆行演替；按演替形式可分为线性演替和循环演替；按主导因素可分为内因演替、外因演替、内外因混合演替；按空间范围可分为小演替、地方演替和区域演替；按时间尺度可分为现实演替和世纪演替（彭少麟，1996；任海等，2001；宋永昌，2001）。

解释群落演替的理论主要有单元顶极假说、多元顶极假说、顶极－格局假说（Horn，1975）。这三种学说可分为个体论（强调群落演替简化论）和有机体论（强调群落演替整体性）两种哲学观。解释群落演替机制的观点主要有接力植物区系假说、初始植物区系组成假说、竞争和资源比率假说、种间三重相互作用机制假说、生活史对策理论、奥德姆-玛格力夫（Odum-Margelef）生态系统发展理论、麦克马洪（McMahon）系统概念模型、变化镶嵌体稳态假说、演替的尺度等级系统观点、螺旋式上升演替理论等（任海等，2001；孙儒泳，2001）。研究演替的方法主要有群落变化的指标测定、长期定位试验、复合分析、模型模拟、功能性状分析、分子生物学技术等（Chang & Turner，2019）。

演替涉及在一个地点上由一群不同物种组成的生命体的结构或组成随时间而变化的过程。演替涉及的内容包括：演替由生命体之间和生命体与物理环境间相互作用而驱动（即生物驱动假说、物理驱动假说和化学驱动假说）；群落的演替格局由个体间的相互作用决定；多营养级水平参与驱动相互作用；演替结果取决于干扰过程、在一个地点的不同物种的可获得性以及物种的表现；演替原因可以是任何尺度的；不同个体间的相互作用可能是忍耐、抑制或促进；一个地点的物种组成趋向于与那个地点的环境达到平衡；演替轨迹由起始点的条件、定居的随机性和物种相互作用决定；演替会产生物理环境、生物群落、生物与环境间相互作用的时间系列梯度（Pickett et al.，2011）。演替的上述内容可用于指导植被恢复实践。

Christensen（2014）认为演替是由离散扰动引起的生态系统变化，目前对演替机制、轨迹和终点的认识已经与 Odum 的演替理论不一样了，演替模型变得更加复杂、随机和需考虑具体情况，不太可能有一个单一的统一理论来解释演替变化，而这些认识改变对恢复和保护实践具有重要意义。Buma 等（2019）发现冰川迹地上的原生演替并不支持经典的演替促进模型，而随机的早期群落聚集和随后的抑制占主导地位，因此，原生演替早期一系列物种相互作用不能形成可预测的演替轨迹。植被演替由种子扩散，或者由决定植被结构和物种丰富度的生态系统随机过程或其组合驱动（Abella et al., 2018）。Dent 和 Estada-Villegas（2021）发现种子来源和扩散者限制两个因素决定了整个演替过程中种子的产生以及种子到达合适的定居地点，进而会影响群落演替。植物群落的土壤微生物的变化可以改变植物与食草动物的相互作用，进而会影响群落的演替，植物群落的地上部分与地下部分相互作用也会影响群落演替进程（Howard et al., 2020）。在群落演替过程中，护理物种和目标物种间物种特异性促进是促进产生β-多样性的机制（Paterno et al., 2016）。此外，从植物功能性状角度的演替研究也很多，例如，Buzzard 等（2016）发现群落加权平均性状值与“生产力过滤”假说一致，即水分和光照可获性转变为生理策略从“慢”转变为“快”，而群落性状分散的格局与非生物过滤和/或竞争等级假设一致。

2 植被恢复

植被恢复是以植物种植、配置为主，恢复或重建植物群落或天然更新恢复植物群落的过程（彭少麟，1996）。生态恢复起源于植被恢复，也就是早期的造林活动，植被恢复至今也

是林业中的一个重要内容。早期的植被恢复强调植被资源的“利用”和“管理”，修复目标单一，采取人工种植这种干预实现（任海等，2004）。到 20 世纪中后期，林业上开始了分类经营，营造生态公益林的植被恢复关注综合目标与生态效益，理念从“自然资源管理”转向“生态系统途径”，恢复的目标也包括了资源利用、生物多样性保护、污染治理、生态系统服务供给等。当前，由于全球变化及可持续发展的挑战，植被恢复的理念又从“自然生态系统”转向“社会-经济-生态复合系统”，恢复的目标是保证生态安全，实现人与自然和谐共生发展（任海等，2014；Fu et al.，2023）。

植被恢复是生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级变化的过程，最终目的是建立健康稳定的植物群落，这个过程构建各种具有生物多样性、高功能、抗逆性强、稳定的森林生态系统类型，首要任务是选择合适的建群植物种类，以保证系统能迅速地朝良性方向发展（任海等，2014）。事实上，植被恢复是经过人为设计对退化生态系统进行改造，最直接的方法就是种植单一或多种的植物，但考虑到生态系统的复杂性，植被恢复还要创造可以为目标生物及植被演替所需要的光、温、水、土、气、生等生态因子（Wali，1999）。例如，Zhang 等 （2021）发现退化草地恢复过程中，土壤微生物在自然恢复演替的 0～5 年间没有显著变化，但细菌、真菌和放线菌在恢复演替的 6～10 年间显著增加。植被恢复还是一种关注结果有效和高效的实践活动，涉及克服恶劣的物理环境、种源的到达以及种间关系重建等三个过程。在实施基于演替的植被恢复时要考虑如下问题：设定明确的目标，现场环境条件评估，决定自发演替是不是实现目标的适当方式、演替过程预测、监测结果；在此过程中，科学家、工程师和决策者之间跨学科方法和沟通的必要性（Prach et al., 2001）。

3 演替理论与植被恢复的关系

演替是一个关键的生态过程，是许多植被恢复的基础。植被恢复被视为对演替过程的操纵，以达到恢复受损生态系统或景观的目标。Walker 等(2007) 认为演替和恢复有着内在的联系，因为演替包括物种和基质随时间的变化，而恢复是有目的地操纵这种变化；在演替过程中会出现有序和不可预测的模式，但一些一般性规律会为恢复活动提供理论和实践见解；由于恢复是较短时间尺度的活动，因而更注重目标，而演替要更长时间，相关概念可能不适用；恢复可能会为群落如何聚集提供演替的实践见解，但恢复过程中缺乏科学研究会阻碍两者间的联系。

演替理论可以指导植被恢复。例如，接力植物区系假說在生态恢复中可“提供一个引入次生演替物种的模式”；起始植物区系假说可“指导设计植被恢复时要保留土壤种子库”；促进理论可“认为原生演替的物种为次生物种的进入改善条件”；抑制理论可“认为原生演替的物种阻碍和延迟次生物种进入”（任海等，2019）。再如，山体滑坡可以通过稳定原生地面覆盖物、应用营养改良剂、促进扩散以克服物种定居瓶颈、强调功能冗余物种以及促进与邻近景观的连通性等技术实现自我维持群落的恢复，这说明可以通过使用促进演替过程的技术来缩短恢复时间（Prach et al., 2001）

植被恢复也对演替理论的发展有益。植被恢复实践可为演替理论提供验证，特别是提供演替过程中的群落结构、功能、动态可持续性的信息。植被恢复可以为演替理论的应用实践提供目标和轨迹预测。

演替理论和植被恢复在尺度、主题和潜在范式上不同（Walker et al.，2007）。演替常强调与自然相关的干扰，植被恢复则关注与人类相关的干扰。演替理论关注在一个生态系统内的系列阶段；植被恢复则关注在一个集水区或景观内的毗邻多个生态系统及其系列。演替理论源于自然历史和对随时间变化的观察，而植被恢复源于人为干扰导向的实践（任海等 2019）。

根据演替理论进行人工干预可以加速植被恢复，可避免早期在生境不好的情况下，正向促进退化的植被生态系统恢复到退化前的水平，同时也避免群落间竞争关系紊乱、效率低下等造成的资源浪费。适宜的群落物种搭配（近自然异龄林、近自然混交林、近自然复层林）可以加快土壤质量的改善进程。在后期可以促进恢复中的植物群落减轻干扰而向顶级方向发展，恢复其原有的结构和功能，达到平衡态，最终演变为稳定的顶级群落（于泽和张云路，2020）。

系统发育学在植被恢复和演替中的应用相对较新，但它有可能为演替过程中群落结构变化的动态学提供新见解。群落的系统发育工具可以描述共存物种之间的进化关系，在演替研究中，这些工具能够确定最适合特定演替阶段和栖息地恢复的进化谱系。Shooner 等（2015）发现，与矿山上恢复的植被相比，邻近的植被在系统发育上更为密集，而矿山上恢复的植被的系统发育群落结构较弱。也就是说，早期定居者代表了当地物种库中物种的系统发育随机子集，随着时间的推移，似乎有针对特定谱系的选择，这些谱系将在空间和环境中进行过滤，因此，最适合矿场恢复的物种可能取决于群落的演替阶段和当地物种组成。

《生物多样性公约》要求考虑全球生态系统恢复的优先区，考虑最大化的实现保护生物多样性和缓解气候变化的目标，并尽可能减低保护成本，可以用基于自然的解决方案（Nature-based Solutions，NbS）。NbS 是可持续管理和生态系统修复的行动，强调利用自然和健康的生态系统，优化基础设施，保障生态系统完整性和生物多样性（李锋等，2022）。Nbs 可以为气候变化减缓与适应、防灾减灾、经济与社会发展、人类健康、粮食安全、水安全、生态环境退化与生物多样性丧失等提出解决方案（IUCN，2020）。NbS 会考虑在干扰情况下的恢复，还要考虑物种多样性、群落组成、群落内物种相互作用、群落间的相互作用，也会考虑不同植被恢复方式的生物多样性和生态系统服务贡献及其权衡关系。

4 第三演替理论

为了应对气候变化和生物多样性丧失，当前开展植被恢复较多的类型是湿地、森林和草原。这主要原因在于伐木、采矿、火灾、洪水、山体滑坡、农业活动形成了大量的退化生态系统。那是什么样的演替理论推动植被恢复呢？

植被恢复是人类操纵控植被的活动，目的是加速达到稳定的植被。用演替理论指导植被恢复没有问题，但还是存在一些问题，如，原生演替和次生演替与植被恢复的比较发现，这些概念几乎没有重叠。Rapson（2023）提出将恢复过程视为第三演替，这将有助于理解通过人为干预促进植被恢复成功的管理选择，特别是通过强调退化生态系统中的环境和生物遗存的管理选择。原生演替、次生演替和生态恢复的比较见表 1。他还认为，用初始化演替（Initializing succession）和更新演替（Regeneration succession）比用原生演替（Primary succession）和次生演替（Secondary succession）更好理解。

表 1 原生演替、次生演替和第三演替的比较 （仿 Rapson，2023）
Table 1. Comparison of primary succession, secondary succession and tertiary succession (Rapson, 2023)

比较项 Comparator	演替类型 Successional types		
	原生演替(初始化) Primary succession (Initializing)	次生演替(更新) Secondary succession (Regeneration)	第三演替(恢复) Tertiary succession (Restoration)
生态状态 Ecological situation			
演替驱动因子 Successional driver	自发的 Spontaneous	自发的 Spontaneous	操纵的、辅助的或加速的 Manipulated or assisted or accelerated
外部干扰体系 Exogenous disturbance regime	形成土壤 Terra-forming	多种潜在原因 Multiple potential causes	人类的 Anthropic
景观年龄 Landscape age	幼龄 Young	中龄至老龄 Medium to old	中龄至老龄 Medium to old
到顶极的时间 Time to climax	千年 Millennia	数世纪到千年 Centuries (to Millennia)	数十年到世纪 Decades to centuries
演替系列 Sere (stage)	1	1-many	≥1
轨迹 Trajectory	收敛 Convergent	收敛到发散 Convergent to divergent	提前设定或不可预测的 Either predetermined or unpredictable
环境遗产 Environmental legacies			
土壤质地 Soil texture	无 None	发育较好 Well developed	由于先前管理可能较致密 Possibly compacted by previous management
土壤有机质含量 Soil organics	无 None	高 High	可能退化的 Probably degraded
土壤营养 Soil nutrients	无 None	丰富 Extensive	可能匮乏 Probably impoverished
氮磷比 N:P	低 Low	低-平衡 Low-balanced	高 High
土壤污染物 Soil pollutants	无 None	无 None	可能有一些到很多 Possibly some to many
生物遗产 Biological legacies			
现存植被 Existing vegetation	无 None	先前乡土植被的残留或片断 Remnants and fragments of previous native vegetation	大多是完全砍伐的森林或老龄地，也有可能是严重退化的土地 Most commonly cleared forest or old-fields; sometimes on more severely degraded lands
地上生物量的性质	无 None	粗木碎片或毁坏植被	野草，草皮或遗弃庄稼

Nature of above-ground biomass		Coarse woody debris or damaged vegetation	地 Weed, turf, or crop remnants
地上生物量的量 Quantity of above-ground biomass	无 None	低 Low	低 Low
植物多样性 Plant diversity	从无开始增加 None to increasing	从一些到增加 Some to increasing	从一些到增加 Some to increasing
乡土种的比例 Proportion of native spp.	从无开始增加 None to increasing	大多数是乡土的，乡土种比例还会增加 Mostly native, with native proportion increasing	没有到很少 None to few
繁殖 Reproduction	有性；r 对策 Sexual; r-selected	混合的；k 对策 Mixed; K-selected	以植物繁殖为主 Vegetative reproduction dominating
植物繁殖限制 Plant propagule limitation	可能但下降 Probably but declining	不可能 Unlikely	乡土种罕见，但受操控 Natives often infrequent, but manipulated
种子库大小 Seed bank size	无 None	丰富和多样的 Extensive and diverse	可能丰富和多样 Probably extensive and diverse
种子库中的乡土种 Natives in seed bank	无 None	全部或大多数 All or most	假如播种或管理是乡土种则可能是长寿命乡土种种子；如果是播种的外来种则少或没有 Possibly long-lived native seeds if native spp. Were farmed or managed; few or none if exotic spp. were farmed
种子库中的外来种 Aliens in seed bank	无 None	无或少 None to few	一些到许多，草本的 Some to many, weedy
凋落物 Litter	无 None	深或稠密 Deep and dense	可能少或无 Probably little to none
分解者群落 Decomposer community	无 None	丰富 Rich	贫乏到丰富 Poor to rich
优势分解者 Decomposer dominants	微生物 Microbes	真菌 Fungi	微生物? Microbes?
动物多样性 Faunal diversity	仅有转瞬即逝的 Transient only	建群的和繁殖中的 Established and	不适合恢复植被 Inappropriate for

		reproducing	restored vegetation
动物群落中的乡土种 Natives in fauna	所有的 All	大多数到所有的 Most-all	较少到混合的 Few-mixed
食草动物 Herbivory	零星的 Sporadic	对现存植被合适 Appropriate for existing vegetation	对目标植被不合适 Inappropriate for target vegetation
生态系统性质 Ecosystem properties			
优势过滤 Dominant filter	环境 Environment	生物群 Biota	生物群 Biota
促进 Facilitation	高 High	中等 Medium	低到中等 Low-medium
竞争 Competition	低 Low	高 High	中等至高 Medium-high
对定居者的抵抗性 Impenetrability	低 Low	中等到高 Medium-high	高 High
植物功能群 Guild and functional group composition of plants	无 None	自然的 Natural	操控的 Manipulated
抵抗力 Resilience	低 Low	高 High	低？Low?

用第三演替理论指导植被恢复，可以从三方面着力：对恢复的植被促进其自然演替；对人工痕迹很强的植被进行再野化；对由外来种构建的人工林进行乡土化改造。

5 关于演替理论和植被恢复研究的一些趋势

联合国提出了《生态系统恢复十年（2021—2030 年）》和《昆明－蒙特利尔全球生物多样性框架》，中国也出台了《全国重要生态系统保护和修复重大工程总体规划（2021—2035 年）》，这些公约或计划中均有保护和恢复生态系统，造福人类和自然，从而促进可持续发展的内容，相信随着这些计划的实施，在加强全球和中国的植被保护、恢复和可持续利用的同时，也会促进植被恢复和演替理论的发展，未来可能会关注如下科学和技术问题：

科学问题：各类典型退化生态系统受损机理及植被恢复策略；植被演替过程中地上和地下过程的相互作用；植被恢复过程中生物多样性-生物生态系统服务的权衡机制；历史偶然事件的重要性、扰动的严重性、扩散限制、功能性状和地下群落过程在决定生态系统演替过程中的作用；全球变化对植被生态系统演替和恢复的影响及其机理（Wilson et al., 2004）；植被恢复过程中如何量化生物多样性与生态系统功能、稳定性、恢复力的关联性？

技术问题：典型植被生态系统中生物多样性健康状态诊断及优先修复区域识别技术；基于固碳增汇和生产力提升的仿自然群落结构构建与优化技术；基于水源涵养和生物多样性保育的林下植被诱导恢复技术；植被生态系统中酸化和富氮沉降土壤改良和养分利用效率提升技术；植物-动物-微生物联合的多尺度修复技术研发与示范；退化生态系统恢复过程中生物多样性与生态系统服务的权衡以及多目标的实现技术；生态恢复过程中协同提升植被生态系统质量、生态服务功能和生态稳定性技术；基于栖息地-食物-干扰的近自然生境营造与城市生物多样性修复技术；城市生物多样性与碳汇、气候调节、污染控制等生态功能协同提升技术；植物-微生物-土壤改良剂联合的重度污染土地修复技术；构建生态系统结构和功能协同提升的多尺度优化模型；典型生态系统保护与生态恢复“空天地网”一体化监测体系。

参考文献：

ABELLA SR, SCHETTER TA, WALTERS TL, 2018. Testing the hypothesis of hierarchical predictability in ecological restoration and succession[J]. Oecologia, 186(3): 541-553.

BASTIN JF, FINEGOLD Y, GARCIA C, et al., 2019. The global tree restoration potential[J]. Science, 365 (1): 76-79.

BUMA B, BISBING SM, WILES G, et al., 2019. 100 yr of primary succession highlights stochasticity and competition driving community establishment and stability[J]. Ecology, 100(12): e02885.

BUZZARD V, HULSHOF CM, BIRT T, et al., 2016. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession[J]. Funct Ecol, 30(6): 1006-1013.

CHANG CC, TURNER BL, 2019. Ecological succession in a changing world[J]. J Ecol, 107 (4): 503-509.

CHRISTENSEN NL, 2014. An historical perspective on forest succession and its relevance to ecosystem restoration and conservation practice in North America[J]. For Ecol Manage, 330(2): 312-322.

DENT DH, ESTADA-VILLEGAS S, 2021. Uniting niche differentiation and dispersal limitation predicts tropical forest succession[J]. Trends Ecol Evol, 36(8): 700-708.

FU BJ, LIU YX, MEADOWS ME, 2023. Ecological restoration for sustainable development in China[J]. Natl Sci Rev, 10: nwad033.

HORN HS, 1975. Forest succession [J]． Sci Am, 232 (1): 89-98.

HOWARD MM, KAO-KNIFFIN J, KESSLER A, 2020. Shifts in plant–microbe interactions over community succession and their effects on plant resistance to herbivores[J]. New Phytol, 226(4): 1144-1157.

IUCN, 2020. Global Standard for Nature-based Solutions. A User-friendly Framework for the Verification, Design and Scaling up of NbS, First edition[M]. Gland, Switzerland: IUCN.

KNAP R, 1985. Vegetation dynamics [M]. Beijing: Science Press. [Knap R, 1985. 植被动态［M］. 李博等译. 北京：科学出版社.]

LI F, CHEN CN, YANG R, 2022. A review of ecosystem restoration: Progress and prospects of domestic and abroad[J]. Biodivers Sci, 30(10): 22519.[李锋，成超男，杨锐, 2022. 生态系统修复国内外研究进展与展望[J]. 生物多样性, 30(10): 22519.]

PATERNO GB, SIQUEIRA FILHO JA, GANADE G, 2016. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession[J]. J Veg Sci, 27(4): 606-615.

PENG SL, 1996. Forest community dynamics in lower subtropical area[M]. Beijing: Science Press.[彭少麟, 1996. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京：科学出版社.]

PICKET S, MEINERS SJ, CADENASSO ML, 2011. Domain and propositions of succession theory [J]. Fac Res Creat Act, 21(1): 10-18.

PRACH K, BARTHA S, JOYCE CB, et al., 2001. The role of spontaneous vegetation succession in ecosystem restoration: A perspective[J]. Appl Veg Sci, 4(1): 111-114.

RAPSON GL, 2023. Tertiary succession: a new concept to help vegetation restoration[J]. Restor Ecol, 31: e13683.

REN H, CAI XA, RAO XQ, et al., 2001. Theory on vegetation succession[J]. Ecol Sci, 20(4): 59-67. [任海，蔡锡安，饶兴权，等, 2001. 植被演替的理论[J]. 生态科学， 20(4)：59-67.

REN H, LIU Q, LI LH, et al., 2019. Introduction to restoration ecology[M]. 3rd ed. Beijing: Science Press. [任海，刘庆，李凌浩，等，2019. 恢复生态学导论[M]. 第三版. 北京：科学出版社.]
REN H, PENG SL, LU HF, 2004. The restoration of degraded ecosystems and restoration ecology [J]. Acta Ecol Sin, 24(8): 1756-1764. [任海，彭少麟，陆宏芳, 2004. 退化生态系统恢复与恢复生态学[J]. 生态学报, 24(8): 1756-1764.]
REN H, WANG J, LU HF, 2014. Theories and research advances on restoration ecology [J]. Acta Ecol Sin, 34(15): 4117-4124. [任海，王俊，陆宏芳, 2014. 恢复生态学的理论与研究进展[J]. 生态学报, 34(15): 4117-4124.]
SHOONER S, CHISHOLM C, DAVIES TJ, 2015. The phylogenetics of succession can guide restoration: an example from abandoned mine sites in the subarctic[J]. J Appl Ecol, 52(6): 1509-1517.
SONG YC, 2001. Vegetation ecology[M]. Shanghai: East China Normal University Press. [宋永昌, 2001．植被生态学[M]. 上海：华东师范大学出版社.]
SUN RY, 2001. General ecology[M]. Beijing: Higher Education Press. [孙儒泳, 2001. 普通生态学[M]. 北京：高等教育出版社.]
VITOUSEK PM, MOONEY HA, LUBCHENCO J, et al., 1997. Human domination of earth's ecosystems[J]. Science, 277(3): 494–499.
WALI MK, 1999. Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems[J]. Plant Soil, 213(2): 195-220.
WALKER LR, WALKER J, HOBBS RJ, 2007. Linking restoration and ecological succession[M]. London: Springer.
WILSON JB, WHITE PS, BAKKER JP, et al., 2004. Restoration, succession and climatic change [J]. Appl Veg Sci, 7(2): 151-152.
YU Z, ZHANG YL, 2020. Strategy of plant landscape construction in urban wasteland based on vegetation succession theory[J]. J Chin Urban For, 18(1): 20-24.[于泽，张云路, 2020. 基于植被演替理论的城市废弃地植物景观营造策略[J]. 中国城市林业, 18(1): 20-24.]
ZHANG Q, LIU K, SHAO XQ, et al., 2021. Microbes require a relatively long time to recover in natural succession restoration of degraded grassland ecosystems[J]. Ecol Indic, 129: 107881.